

EESTI MAAÜLIKOOL
Põllumajandus- ja keskkonnainstituut
Linnoloogiakeskus



Eesti Maaülikool

Estonian University of Life Sciences

Põllumajandus- ja keskkonnainstituut

Institute of Agricultural and Environmental Sciences

www.emu.ee



Andrus Kling

Kliimasoojenemise mõju zoo- ja fütoplanktoni suhetele parasvöötme järvedes

Bakalaureusetöö

Juhendaja: PhD Helen Agasild

Tartu 2014

**Kaitsmisele lubatud "....." 20.... a EMÜ Põllumajandus- ja
Keskkonnainstituudi õppedirektor/õppekava juht**

Töö koostas:

Töö lubatud kaitsmisele:

Olen koostanud bakalaureusetöö/magistritöö iseseisvalt ja kõik töö koostamisel kasutatud teiste autorite tööd, põhimõttelised seisukohad kirjandusallikatest ja mujalt pärinevad andmed on viidatud.

**Estonian University of Life Sciences
Institute of Agricultural and Environment Sciences
Center for Limnology**



Andrus Kling

Effect of warmer climate on relationships between zoo- and phytoplankton in temperate lakes

Bachelor's thesis

Supervisor: PhD Helen Agasild

Tartu 2014

Sisukord

Sissejuhatus.....	5
1. Kirjanduse ülevaade.....	7
1.1. Zooplankton järvedes ja tähtsus toiduahelates.....	7
1.2. Zooplanktoni toitumismõju fütoplanktonile	10
1.3. Enamkasutatavad meetodid kliimamõjude uurimiseks veekogude elustikule	13
1.4. Kliimamuutuste mõju järvede füüsikalistele tingimustele	15
1.5. Kliimamuutuste mõju järvede bioestoni dünaamikale ja	17
toitumissuhetele	17
1.5.1. Mõju zooplanktoni dünaamikale ja toitumisele.....	17
1.5.2. Mõju fütoplanktoni dünaamikale ja zooplanktoni toitumissurvele	19
1.5.2.1. Toksiliste vetikate mõju zooplanktoni kooslustele ja toitumisele muutuv	
kliimas	20
1.5.3. Parasiitide mõju zoo- ja fütoplanktoni dünaamikale muutuv	
kliimas	22
1.5.4. Toiduahela <i>top-down</i> mõju zooplanktonile.....	23
2. Arutelu	25
Kokkuvõte.....	257
Summary.....	278
Kasutatud kirjandus.....	30
Lisa.....	34

Sissejuhatus

Kahekümne esimese sajandi lõpuks ennustatakse globaalset mõnekraadilist tõusu õhutemperatuuris (Vincent, 2009). Kliimadokumendi IPCC (*Assessment of Intergovernmental Panel on Climate Change*) andmetel tõuseb temperatuur Euroopa järvedes selle sajandi lõpuks 2-7 °C võrra (Nõges & Nõges, 2011). Kliimasoojenemine põhjustab lisanduvaid häiringuid veeökosüsteemide füüsikalistes, keemilistes ja bioloogilistes omadustes, mis võivad soodustada veekogude eutrofeerumist. Eutrofeerumisel tõuseb veekogudes välistest ja sisemistest allikatest pärit toitainete hulk, mille üks tavaline tagajärg on fütoplanktoni produktsiooni ja biomassi kasv. Selle ekstreemsemaks ilminguks on tihti hooajalised vetikaõitsengud, kus mõnel juhul domineerib toksiline fütoplankton.

Kliimamuutustel, näiteks globaalne soojenemine, hüdroloogilised muutused, troopiliste tsüklonite tõusev sagedus ning kauakestvamad põuad, on omadus toimida teiste veeökosüsteemi tasakaalu häirivate asjaoludega komplekselt ning see mõjutab tugevalt vetikate kasvu ja öitsemispotentsiaali mage- ja mereveelistes ökosüsteemides (Paerl & Paul, 2012). Soojenev kliima põhjustab zoo- ja fütoplanktoni arengu ajastatuses mitteklaapivusi (Richardson, 2008; Aberle *et al.*, 2012; Nõges *et al.*, 2012; Sebastian *et al.*, 2012), mille tagajärjel võib zooplankton muutuda fütoplanktoni arvukuse reguleerimisel vähem efektiivseks (de Senerpont Domis *et al.*, 2007).

Zooplankton on veekogu toiduahelates olulisel kohal – nende toitumisest ja toiduobjektiks olemisest sõltub primaarprodutsentide poolt toodetud orgaanilise aine liikumine toiduvõrgustiku ülemiste astmeteni (Haberman & Virro, 2003). Protsessi tõhusa toimimise korral on järved võrdlemisi heas seisundis, vastupidisel juhul aga võivad sageda ummistused toiduahelais, näiteks vetikaõitsengud (Nõges *et al.*, 2003). Vetikaõitsengute intensiivistumine loob märkimisväärse väljakutse vee kvaliteedi, puhta vee varude ja kalapüügikohtade säilitamisele (Paerl & Paul, 2012). Euroopa Liidu Veepoliitika raamdirektiivi järgi on fütoplanktoni kasvu ja koosseisuga seonduvad omadused (koosluse struktuur, arvukus, õitsengute tihedus ja intensiivsus) üheks valdkonnaks vee kvaliteedi iseloomustamisel (Nõges *et al.*, 2010).

Töö eesmärk on selgitada kirjanduse alusel kliimamuutustest lähtuvaid võimalikke tagajärgi zoo- ja fütoplanktoni dünaamikas ning nende vahelistes

toitumissuhetes, lähtudes eelkõige veekogude soojenemisest. Kontrollitav hüpotees: kliima soojenemisel nõrgeneb järvedes zooplanktoni võime kontrollida fütoplanktoni arengut sesoonse dünaamika muutuste kaudu. Koostaja avaldab tänu juhendajale Helen Agasillale asjakohase kirjandusega varustamise ja nõuannete eest.

1. Kirjanduse ülevaade

1.1. Zooplankton järvedes ja tähtsus toiduahelates

Zooplankton jaotub ainu- ja hulkrakseiks ehk proto- ja metazooplankteriteks, kus ainurakseid esindavad algloomad. Magevee zooplankton koosneb peamiselt algloomadest (flagellaadid ja tsiliaadid, 1 - 1000 μ m), keriloomadest (30 μ m - 1mm) ja vähilaadsetest (aerjalgsed ja vesikribulised, 100 μ m - 1cm) (Lampert & Sommer, 2007).

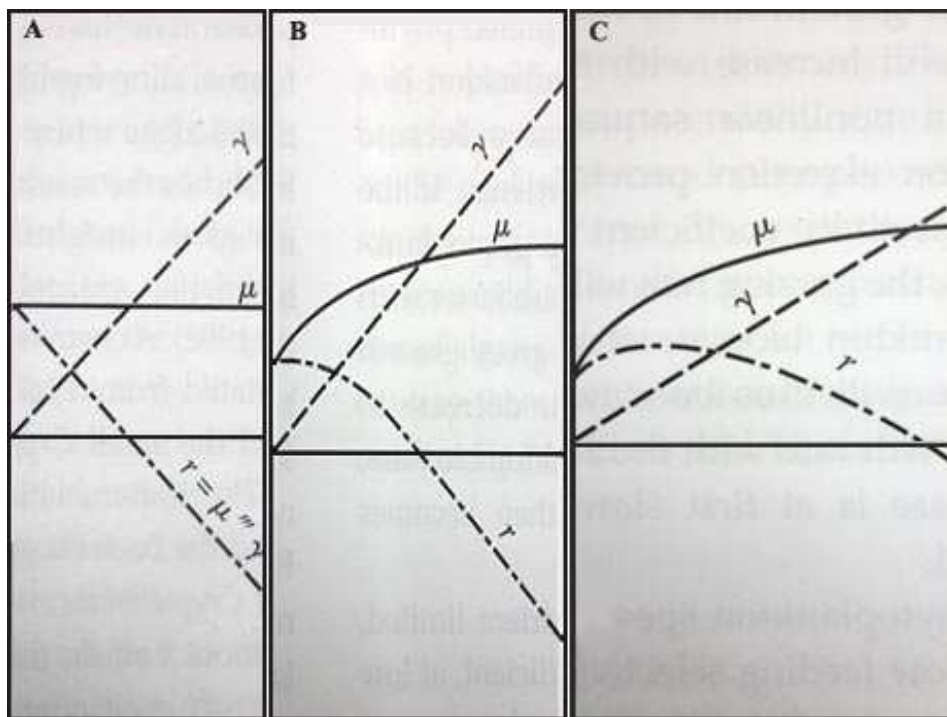
Eristatakse kolme toitumistüüpi: taim-; rööv- ja pudetoidulisust (Haberman & Virro, 2003). Tuleks märkida, et zooplanktoni hulgas ei ole tegelikult rangelt herbivoorseid vorme, sest taimtoidulistena käsitletud liigid käituvad omnivoorselt – võimalusel või sunduslikult süüakse ka sobivas suuruses baktereid ja algloomi (Lampert & Sommer, 2007). Keriloomad ja vesikribulised on enamasti taim- ja pudetoidulised. Mõnede eranditega röövtoidulisuses, esineb aerjalgsete kõrval küttivaid vorme ka keriloomade ja vesikribuliste seas (Haberman & Virro, 2003).

Herbivoorne zooplankton toitub vetikatest fagotsütoosi, filtreerimise ja toiduks sobiliku raku haaramise teel. Fagotsütoos on tavaline algloomade, filtreerimine vesikribuliste ja keriloomade ning saagi kinnihaaramine aerjalgsete hulgas. Zooplankton jätab sobilikuma valiku saadavusel alla neelamata liiga suured, halva maitsega ja mürgised vetikarakud. Kui vetikarakul on tugev rakukest või limajas väliümbris, võib selliselt varustatud rakk allaneelatuna zooplanktoni sisemuse läbimise üle elada (Lampert & Sommer, 2007).

Fütoplanktonist toitumise käigus eritub zooplankteritest järve toitaineid, mille tulemusel taastub vees mõneti ära kasutatud lahustunud toitainete hulk. Toitained vabanevad tagasi vette söömisel viga saanud lekkivatest vetikarakkudest, fekaalidest või otsese rakust välja eritumise teel. Eeldades, et koos zooplanktoni tihedusega kasvab fütoplanktonist toitumise kiirus ja toitainete regeneratsioon vette võib postuleerida kolm stsenaariumi:

- 1) toitainete limitatsiooni puudumisel ei reageeri fütoplanktoni juurdekasv (*gross growth rate*) zooplanktoni kasvavale toitumiskiirusele ja biomassile, aga

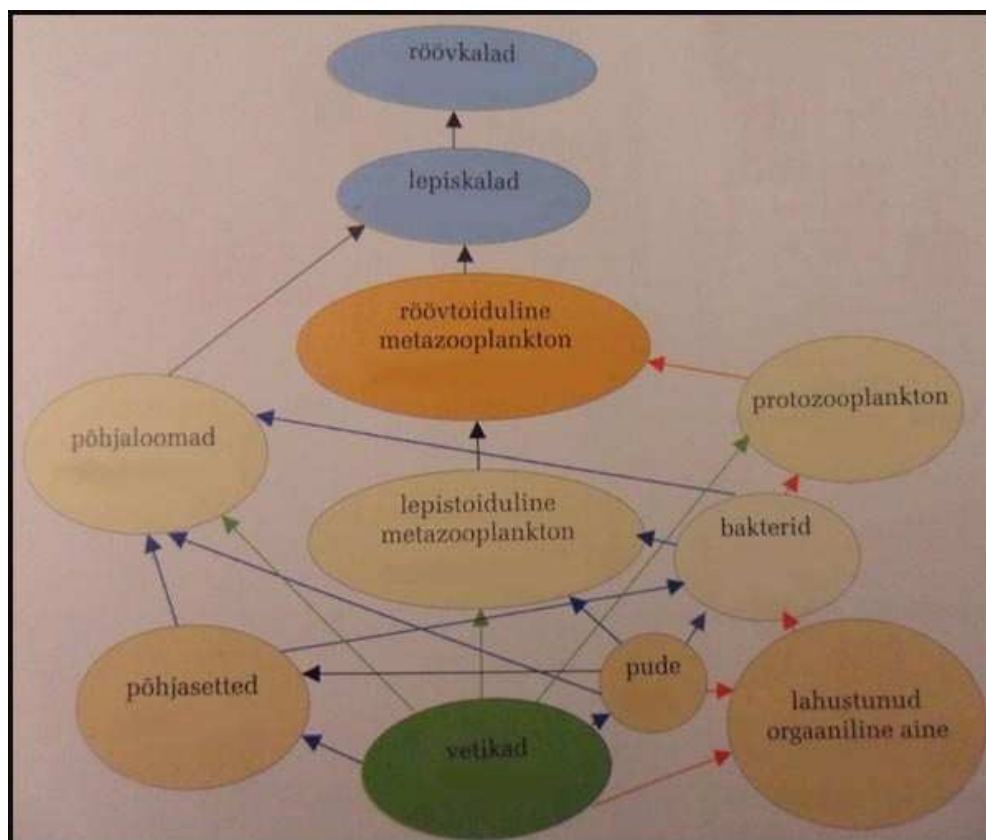
- toitumiskiiruse tõustes langeb kiirelt fütoplanktoni lõplik arvukus (*net growth rate*);
- 2) toitainete kitsikuses tõuseb fütoplanktoni juurdekasv koos zooplanktoni biomassiga, sest viimane väljutab toitumisel vette tagasi toitaineid, kuid fütoplanktoni lõplik arvukus langeb, ehkki aeglasemalt;
 - 3) fütoplanktoni juurdekasv võib toitainete puuduses, zooplanktoni vähesuse ja rakkude kehva söödavuse puhul tõusta kiiremini kui zooplanktoni biomass, kus fütoplanktoni biomass kokkuvõttes ikkagi alaneks, kuigi visalt (Joonis 1) (Lampert & Sommer, 2007).



Joonis 1. Näited zoo- ja fütoplanktoni vahelistest toitumissuhetest kolmes stsenaariumis: A - toitainete limitatsioon puudub; B - toitainete limitatsioon, vetikarakud enamasti toiduks sobilikud; C - toitainete limitatsioon, vetikarakud enamasti toiduks kõlbmatud. γ - zooplanktoni toitumiskiirus, biomass; μ - fütoplanktoni juurdekasv; r - fütoplanktoni lõplik arvukus (Lampert & Sommer, 2007).

Taimtoitlusel baseeruv toiduahel algab vetikast või veetaimest ja detriidi- ehk pudetoitlusel põhinev alustub surnud osakeste söömisest (Nõges *et al.*, 2003a). Toiduahelad, kus ülekaalus on detriiditoitus, on energia madalamatelt astmetelt kõrgemateni kandumisel vähem tõhusad kui taimtoitlusel põhinevad (Nõges *et al.*, 2003a). Detriidist algav toiduahel pikeneb mikroobse lingu võrra, milles pudet ja lahustunud orgaanilist ainet tarvitavad elutegevuseks bakterid, mida omakorda söövad

protozooplankterid. Selliselt lisandub toiduahelasse rohkem vaheastmeid ja toiduahel pikeneb (Zingel, 2003). Ettekujutuse järve toiduahelatest annab joonis 2.



Joonis 2. Toiduahel Võrtsjärve näitel. Rohelised nooled näitavad taimtoitlusega algavat toiduahelat, sinised pudetoitlusega algavat toiduahelat ja punased mikroobset lingu. Mustad nooled tähistavad muid energia üleminekuid (Nõges *et al.*, 2003).

Zooplanktoni toitumisest nähtub kas järve toiduahelaid iseloomustab valdavalt taim- või pudetoitus (Nõges *et al.*, 2003a). Kui zooplankton suudab järves toiduks tarvitada rohkesti elus vetikaid liigub primaarproduktentside poolt toodetud energiat zooplankterite kaudu kaladeni rohkem – toiduahelas on lülisid vähem ja ökoloogiline kasutegur on suurem – ning see viitab veekogu suurele produktiivsusele ja heale seisundile (Nõges *et al.*, 2003a).

1.2. Zooplanktoni toitumismõju fütoplanktonile

Fütoplankton ehk taimne hõljum, primaarprodutsentide arvestatavama osana, koosneb lihtsustatult tsüanobakteritest ja vetikatest suurusvahemikus 0.5µm - 1mm, millest suuremad on nende kolooniad (Lampert & Sommer, 2007). Tüüpilistes parasvöötme järvedes osalevad fütoplanktoni biomassi arengus ja hooajalistes suktsessioonides peamiselt tsüanobakterid, rohe-, räni-, vaguvibur-, kold- ja neelvetikad (Wetzel, 2001). Tavaliselt tõstetakse esile kolm suuruslikku kategooriat, milleks on pikoplankton (< 2µm), nanoplankton (2-30µm) ja võrguplankton (> 30µm) (Lampert & Sommer, 2007).

Sesoonseid fütoplanktoni koosluste vahetumisi iseloomustavate näitajate abil on võimalik anda üldistus vetikate suktsessioonide dünaamikale parasvöötme dimiktilistes (kaks vee segunemisperioodi/aasta) järvedes. Nende näitajate hulka kuuluvad muutused domineerivates vetikaliikides, biomassis, arvukuses ja fotosünteesi kiiruses. Üldiselt on talvine fütoplanktoni arvukus minimaalne ja seda peamiselt väikeste flagellaatide näol ning ränivetikate biomass ja aktiivsus kevaditi kõrge, millele peatselt järgneb rohevetikate areng ja nende ennesuvine vaibumine. Suvepopulatsioonid varieeruvad vastavalt järvede troofsusele, kuid võivad kätkeada lämmastikku fikseerivate tsüanobakterite hilissuvist tõusu eutroofsetes või varasügist veel üht ränivetikate maksimumi pisut madalama troofsusega järvedes (Wetzel, 2001).

Eutroofsetes järvedes on tavaliselt kaks fütoplanktoni maksimumi – kevadine väiksemate ja hilissuvine raskesti söödavate suuremate vetikate rohkus (Lampert & Sommer, 2007). Kahe maksimumi vahele jääb selgevee periood, mida põhjustab suuremate zooplankterite kõrge biomassiga kaasnev toitumissurve tõus fütoplanktonile, hiljem asenduvad loomhõljumi suuremad liigid väiksematega (Lampert & Sommer, 2007). Oligo-mesotroofsete järvede zooplanktoni biomassi ja fütoplanktonile avalduva toitumissurve iga-aastased tsüklid kujutavad endast samuti kahe maksimumiga trendi, kus toitumissurve on kõrge kevadel ja sügisel (de Senerpont Domis *et al.*, 2013). Oligotroofsetes järvedes on sesoonne trend mõneti erinev, kogu protsess liigub aeglasemalt, kus aset leiab üksnes koosluste vahetumise esimene osa ilma selgevee faasita (Lampert & Sommer, 2007). Taimhõljumi kevadise kasvuhooajaga kaasnevad fenoloogilised sündmused nagu lähiajaliselt toimuvad fütoplanktoni ja taimtoidualise zooplanktoni biomasside maksimumid ning selge vee faas realiseeruvad tänu taim- ja

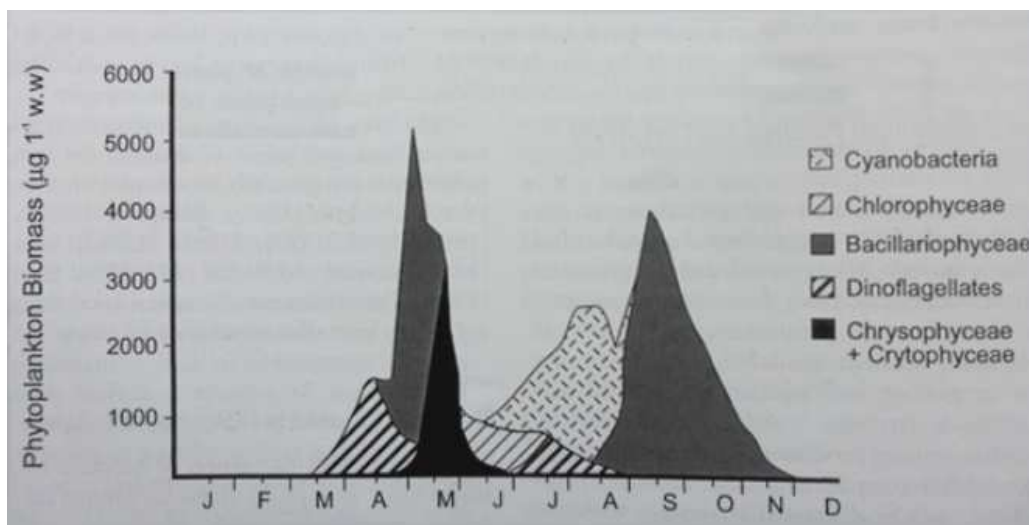
loomhõljumi vastastikmõjudele (Berger *et al.*, 2010), sügavate järvede puhul on oluline roll selle juures veesamba segunemisel ning termilisel kihistumisel (Lampert & Sommer, 2007). Sesoone fütoplanktoni koosluste vahetumise võib üldistavalt jaotada dimiktilistes parasvöötme järvedes kaheksaks etapiks (Tabel 1) (Wetzel, 2001).

Tabel 1. Fütoplanktoni biomassi kujunemine läbi hooegade tüüpilises parasvöötme järves (Wetzel, 2001).

ETAPP	TINGIMUSED VEES	FÜTOPLANKTON
1. Kesktalv	Madal temperatuur, veesamba stabiilne kihistus, vähe valgust, mõõdukas toitainete sisaldus.	Madal biomass. Väike toitumissurve zooplanktonilt.
2. Hilistalv	Madal temperatuur, veesammas stabiilne, parenevad valgusolud, mõõdukas toitainete sisaldus.	Biomass kasvab aeglaselt. Väike toitumissurve zooplanktonilt.
3. Kevadine veesamba tsirkulatsioon	Madal, kuid kerkiv temperatuur. Veesammas ebastabiilne, toimub segunemine. Valgusolud kõiguvad. Kõrge toitainete sisaldus.	Biomass kasvab kiiresti, saavutab haripunkti. Toitumissurve zooplanktonilt on veel madal, kuid kasvamas.
4. Suvine kihistumise algus	Kõrge temperatuur. Veesamba stabiilsus on taastumas. Valgusolud head. Toitainete kontsentratsioonid vähenevad.	Biomass on langemas. Toitumissurve on kasvab veelgi.
5. Selge vee faas	Kõrge temperatuur. Veesammas stabiilne. Valgusolud head. Toitainete limitatsioon.	Biomass on madal. Toitumissurve zooplanktonilt on suur, nende biomass on kõrge.
6. Suvise kihistumise lõpp	Kõrge temperatuur. Veesamba mõnetine stabiilsus, metalimnion sügavneb. Valgusolud on halvenemas. Toitainete kontsentratsioonid on madalad, kuid tõusmas.	Biomass kasvab. Toitumissurve zooplanktoni poolt on madal.
7. Sügisene veesamba tsirkulatsioon	Temperatuur on langemas. Veesamba ebastabiilsus. Halvad valgusolud. Toitainete sisaldused kasvavad.	Biomass on kõrge, kuid alanemas. Zooplanktoni toitumissurve on madal.
8. Hilissügisene langus	Madal temperatuur. Vähe valgust. Vähe toitaineid.	Biomass langeb veelgi. Zooplanktoni toitumissurve on madal.

Rootsi mõõdukalt eutroofses järves Erken avaldus sesoonne planktonidünaamika sarnaselt eelpool tooduga. Seal saavutasid peamistest vetikarühmadest kõrge biomassi räni-, kold- ja sinivetikad. Ränivetikad õitsesid kaks korda aastas – aprilli ja augusti lõpul – ning nende biomassi maksimum küündis võrreldes teiste fütoplanktoni gruppidega kõige kõrgemale. Kold- ja neelvetikad olid kõige arvukamad mai esimesel poolel ja sinivetikad juuli lõpul ning augusti algul. Selgevee perioodiga (mai lõpust kuni juuli alguseni) kaasnev herbivoorsete zooplankterite intensiivne toitumissurve mõjutas

kõige rohkem tõenäoliselt räni-, kold-, neel-, rohe- ning sinivetikaid. Kõige intensiivsem oli zooplanktoni toitumismõju fütoplanktonile kevadel (Joonis 3).



Joonis 3. Hooaegsed fütoplanktoni peamiste rühmade suktessioonid järves Erken, kus esindatud on sini- (*Cyanobacteria*), rohe- (*Chlorophyceae*), räni- (*Bacillariophyceae*), vaguvibur- (*Dinoflagellata*), kold- (*Chrysophyceae*) ja neelvetikate (*Cryptophyceae*) sesoonsed biomassid (Wetzel, 2001).

Füto- ja zooplankterites sisalduvate pigmentide tüüpide ja koguste võrdluse alusel on zooplanktoni toitumismõju fütoplanktonile uuritud näiteks oligo-mesotroofses Prantsusmaa järves Pavin. Domineerivateks zooplanktoni taksoniteks olid aerjalgsete klassi kuuluv hormikuline *Acanthodiptomus denticornis* ja sõudikuline *Cyclops abyssorum prealpinus*, seltsi vesikirbulised *Ceriodaphnia quadrangula* ja *Daphnia longispina* ning hõimkonda keriloomad *Kellicottia longispina*. Räni- ja koldvetikaid eelistasid toiduks hormikulised ja keriloomad, rohe- ning sinivetikaid aga sõudikulised ja vesikirbulised. Toitumissurve dinoflagellaatidele oli muude peamiste vetikarühmadega võrreldes väike, nendest toitus mõningal määral siiski *A. denticornis*. Kevadel oli kõrge toitumisaktiivsus keriloomadel ja hormikulistel ning vesikirbulised vähendasid kõige rohkem nende jaoks söödava fütoplanktoni arvukust juulist augustini (Quiblier-Llobéras *et al.*, 1996).

Zooplanktoni kvantitatiivset toitumismõju väljendatakse põhiliselt filtreerimiskiirusena ja toitumiskiirusena, kus esimene näitab filtreeriva organismi poolt ajaühikus puhastatud vee hulka (näiteks $\text{ml is}^{-1} 24\text{h}^{-1}$) ning teine tarbitud toidu kogust ajaühikus (näiteks μg vetikate toorkaalu $\text{is}^{-1} 24\text{h}^{-1}$) (Nõges *et al.*, 2003a). Lähtudes

toiduosakese kvaliteedist, eristavad zooplankterid söögiosakesi teiste kriteeriumide kõrval peamiselt suuruse alusel, milleks metazooplanktoni puhul on vahemik 2-40µm (Nõges *et al.*, 2003b). Võrtsjärves, näiteks, asustab zooplanktoni kooslus keskkonda, milles on palju suuruse poolest söömiskõlbmatuid niitja kujuga tsüanobaktereid ja ränivetikaid (Agasild *et al.*, 2007). Vetikakolooniatest ja niitja kujuga fütoplankteritest suudaksid toituda vaid suuremad vesikirbulised, näiteks *Daphnia cucullata*, kuid nende arvukus Võrtsjärves on kalade intensiivse toitumise tõttu madal (Nõges *et al.*, 2003b). *D. cucullata* isendite võimekust filamentsetest vetikavormidest toituda pärsib veel omakorda nende kehamõõtmete vähenemine, mis on tingitud vee detriidirohkusest ja sellega kaasnevast suuremast energiakulust, et puhastada filteraparaate ummistavatest detriidiosakestest (Haberman & Virro, 2003).

Zooplanktoni toitumise uurimine Võrtsjärves näitas, et zooplankton avaldas tugevamat toitumismõju avaldus nanofütoplanktonile, millest suurusfraktsioon 5-15µm oli tähtsaim toiduallikas järves domineerivale herbivoorsele zooplanktonile (Agasild *et al.*, 2007). Nanofütoplanktonit tarbivad Võrtsjärves peamiselt tsiliaadid, keriloomadest näiteks *Polyartha spp.* ja vesikirbulistest *Chydorus spaericus* ning *Daphnia cucullata*. Zooplankton avaldab selles järves arvestatavat toitumissurvet väikestele fütoplankteritele (Agasild *et al.*, 2007), kuid see ei suuda olulisel määral kontrollida kogu fütoplanktoni biomassi kasvu (Nõges *et al.*, 2003b). Lähtuvalt zoo- ja fütoplanktoni kooslustest (suhteliselt väikesed filtraatorid; taimhõljumis rohkelt filamentseid ja koloniaalseid vorme) suudab herbivoorne zooplankton Võrtsjärves avaldada üksnes tagasihoidlikku toitumismõju fütoplanktonile – zooplankton sööb Võrtsjärves keskmiselt ainult 4% fütoplanktoni biomassist ööpäevas (Agasild *et al.*, 2007).

1.3. Enamkasutatavad meetodid kliimamõjude uurimiseks veekogude elustikule

Kliimamõjusid käsitlevatest töödest ilmneb järgmiste põhiliste meetodite kasutamine: olemasolevate füüsikaliste ja bioloogiliste andmeridade analüüs (Hsieh *et al.*, 2011; Nõges & Nõges, 2013), andmeridade kasutamine kliimamudelite loomiseks (Mooij *et al.*, 2007; Livingstone & Adrian 2009; Mooij *et al.*, 2010; Pätynen *et al.*, 2014) ning kontrollitud eksperimentide läbiviimine konkreetsete kliimamõjudest lähtuvate muutuste tuvastamiseks veekogude elustikule ja funktsioneerimisele (Berger *et al.*, 2010;

Sommer & Lewandowska, 2011; Sørensen *et al.*, 2011; Aberle *et al.*, 2012; Klauschies *et al.*, 2012; Peter & Sommer, 2012; Sebastian *et al.*, 2012; Winder *et al.*, 2012; Özen *et al.*, 2013). Paljudes järvedes, kus hüdrobioloogiliste seiretega on tegeletud pikema aja vältel võimaldavad kogutud pikaajalised andmerekad teha järeltõlke näiteks erinevate organismirühmade või liikide esinemise ning omavaheliste seoste kohta sõltuvalt kliimaatiliste tingimuste muutumisest ajas (Hsieh *et al.*, 2011). Võrreldes selliseid andmeid erinevatest kliimaatilistest piirkondadest, näiteks järvede võrdlus kliimagradiendina erinevatelt laiuskraadidelt, saab teha laiaulatuslikumaid järeltõlke kliimasoojenemise mõjude kohta järvede ökosüsteemide funktsioneerimisele (Jeppesen *et al.*, 2014). Selle meetodi tugevuseks loetakse bioloogiliste koosluste pikaajalist arenemist ja kohastumist neis kliimaatilistes tingimustes, kus nad elavad.

Mudelid on matemaatilised süsteemid mis on abiks veekogude ökosüsteemis toimivate protsesside mõistmiseks ja ennustamiseks ning need jaotuvad funktsionaalsuse alusel paljudeks tüüpideks (Mooij *et al.*, 2010). Sellega seoses on tõstatatud probleem, nimelt on välja töötatud suur arv sarnaseid mudeleid ja nendest läheks tegelikult vaja ainult üht, kui nad sisuliselt annavad sama töömeetodikaga sarnaseid järeltõlke. Lahendusena soovitatakse mudelite efektiivsuse tõstmiseks nende eri tüüpide põhimõttelist või tehnilist kombineerimist (Mooij *et al.*, 2010). See aitaks muuhulgas kaasa laiahaardelisema teabe saamisele planktonikoosluste dünaamika kujunemise kohta soojenevas kliimas (Sommer *et al.*, 2012).

Kliimamõjude arvesse võtmise seisukohast võib esile tõsta algselt eutrofeerumisstsenaariumide kirjeldamiseks loodud mudelit PCLake, mida nüüdseks on püütud kohaldada kliimamõjude uurimiseks. Antud mudelist saadud ennustused küll sobivad empiirilistest vaatlustest pärit üldiste kvalitatiivsete reeglipärasustega, kuid puudub piisav tõestus mudeli eutrofeerumist ja kliimasoojenemist koosmõjuna kirjeldava väljundi ning seiret saadud vähestest andmetest vahelise sobivuse kohta (Mooij *et al.*, 2010).

Kontrollitud tingimustes läbiviidud eksperimendid võimaldavad uurida konkreetsete mõjutegurite survet üksikutele liikidele, kooslustele ja nendevahelistele seostele (Jeppesen *et al.*, 2014). Planktonikoosluse vahetumist erinevatel kliimasoojenemise tingimustel, võimaldavad uurida näiteks mesokosmikatsed. Näiteks on nendega uuritud kuidas Läänemeres reageerib kevadel aset leidev planktonikoosluse

vahetumine erinevatele temperatuuri- ja valgusoludele. Mitmes eraldi mesokosmis simuleeriti erinevaid temperatuuri- ja valgustingimusi ning jälgiti neis erinevate planktonikoosluste arengut ning troofiliste suhete kujunemist (Aberle *et al.*, 2012). Mesokosmikateid on erinevates kliimaalastes uurimustes laialdaselt kasutatud (näiteks: Klausches *et al.*, 2012; Peter & Sommer, 2012; Winder *et al.*, 2012; Özen *et al.*, 2013). Selle meetodi puuduseks loetakse aga mitmete päris ökosüsteemidele omaste aspektide puudumist, nagu troofiliste tasemete piiratus, laiaulatuslikuma liigilise ja isendite suuruselise mitmekesisuse puudumine, mis esineb looduslikes veekogudes (Jeppesen *et al.*, 2014).

1.4. Kliimamuutuste mõju järvede füüsikalistele tingimustele

Ülemaailmne keskmine õhutemperatuur on eelmise sajandi jooksul tõusnud *ca* 0.6 kraadi võrra ning aastaks 2100 prognoositakse sellele lisa 1.4-5.8 kraadi ulatuses (Mooij *et al.*, 2007). Kliima prognoosimine regionaalsel tasandil on raskendatud, sest isegi väikestel kõikumistel kliimatrendides on regionaalsele kliimale kaugemale ulatuvad tagajärjed (Mooij *et al.*, 2005). Aastatel 1987-1988 on kirjeldatud õhutemperatuuriga samaaegset talviste veetemperatuuride tõusu mõnedes Soome, Rootsi, UK ja Šveitsi järvedes (Nõges & Nõges, 2013). Edela-Euroopa viimaseid aastakümneid iseloomustab samuti talviste ja kevadiste veetemperatuuride tõus (Mooij *et al.*, 2005). Tuginedes regionaalsete kliimamudelite prognoosidele, on vähenemas Põhja-Euroopa järvede jääkatte kestus 1-2 kuu võrra (Nõges *et al.*, 2012).

Kliimasoojenemise käigus on järvede jääkatte tingimused läbimas suuri komplekselt toimuvaid muutusi, mida iseloomustab peamiselt hilisem veepinna jäätumine ja varem aset leidev jääkatte sulamine (Livingstone & Adrian, 2009; Vincent, 2009; Sommer *et al.*, 2012; Nõges & Nõges 2013). Näiteks on jääkatte kestvust võrreldud Võrtsjärve ja Peipsi järve vahel, kus mõlemas järves on jääkatte kestvusaeg näidanud pidevat lühenemist (Nõges & Nõges 2013). Veekogude veemaht võib kliimasoojenemise jätkumisel väheneda, aset võib leida ka veekogude kuivamine, kui püsima jäävad tingimused nagu jääkatte sulamine, jäävaba perioodi pikem kestvus, tõusvad veetemperatuurid, tugevam veesamba kihistus ja kõikumised veetasemes (Vincent, 2009).

Järve sisemise toitainekoormuse ja temperatuuri vahel on leitud märkimisväärne korrelatsioon, seega võivad kliimasoojenemisest tingitud talvine sademete hulga tõus ja sagedamini esinevad tugevad vihasajud põhjustada järvedes fosforisisalduse suurenemist (Mooij *et al.*, 2007). Tugevad vihasajud mõjutavad pinnasehorisontidelt äravoolava vee toitainete, ionide ja lahustunud süsiniku koostist ja selle kaudu ka järvede kemismi (Vincent, 2009). Kliima soojenemisega kaasnev veesamba teravdunud termiline kihistumine ja stratifitseeritud perioodi pikenedamine mõjutab nendes kihtides toitainete ja lahustunud hapniku sisaldust (Nõges & Nõges 2013), vähendades kihistunud järvede põhjas hapniku kättesaadavust (Nõges & Nõges, 2011). Anoksia järve põhjas viib bakterite metabolismi kaudu fosfori kontsentratsiooni tõusuni, mis on peamine järve eutrofeerumist tekitav biogeen (Nõges & Nõges, 2011).

Väidetakse, et kliimasoojenemine mõjub negatiivselt parasvöötme madalate järvede vee läbipaistvusele (Mooij *et al.*, 2005). Mudeliga PCLake teostatud analüüsides järeldub muuhulgas, et kliimasoojenemisel muutuvad järved hägusemaks (Mooij *et al.*, 2007). Empiirilise mudeli PEG järgi tõuseb kevaditi järvedes valguse hulk (Sommer *et al.*, 2012).

Peipsi järves, Võrtsjärves ning Eesti kohta üldiselt näitas meteoroloogiliste andmete analüüs olulist tõusutrendi õhu- ja veetemperatuuris (Nõges & Nõges, 2013). Eestis prognoositakse suvekuudel muutust sademete hulgas, vahemikus -10mm aastas (Nõges & Nõges, 2011). Kliimategurite mõju Eesti järvede füüsikalistele tingimustele võtab kokku tabel 2.

Tabel 2. Kliimamuutuste mõjud Eesti järvede füüsikalistele tingimustele (Nõges *et al.*, 2012).

TEMPERATUURI TÕUS	MUUTUSED SADEMETE HULGAS	MUUTUSED TUULTE REŽIIMIS
<p>1. Veetemperatuuri tõus.</p> <p>2. Jää kestuse ja ulatuse vähenemine.</p> <p>3. Tugevam termiline kihistumine.</p> <p>4. Kiire soojenemise korral võib vee kevadine segunemine jääda mittetäielikuks.</p> <p>5. Hapnikutaseme langus põhjakihis.</p> <p>6. Suurenev fosforileke setetest.</p> <p>7. Suurenev kontrast pinna- ja põhjakihi vahel. Suvel võib pinnakihi tekkida toiteainepuudus.</p>	<p>1. Sademete hulga suurenemisega kaasneb toiteainete, eriti lämmastiku, hajukoormuse suurenemine, kuid domineerima jääb suurenenud veehulgast tingitud lahjendusefekt. Suureneb erosioon ja setete akumulatsioon järveses.</p> <p>2. Suure tõenäosusega kasvab huumusainete koormus ja järved tumenevad.</p> <p>3. Miksotrofeerumine vähendab erinevusi järvetüüpide vahel.</p> <p>4. Sademeterohkus mõjutab järvede veetaset, mis madalates järvedes (nt. Võrtsjärves) võib olla peamiseks looduslikku muutlikkust põhjustavaks teguriks.</p>	<p>1. Tuulisuse kasv parandab järvede aereeritust ja võib osaliselt kompenseerida temperatuuri tõusust tingitud stratifikatsiooni kasvu.</p> <p>2. Tuulte ja temperatuuri koosmõju avaldub suurjärvedel kevadises jääriündes.</p> <p>3. Tuulte ja kõrge veeseisu koosmõjul intensiivistuvad suurjärvede randades kulutus-kuhjeprotsessid.</p> <p>4. Tuul võib pidurdada sinivetikaõitsengute arengut.</p>

1.5. Kliimamuutuste mõju järvede biosestoni dünaamikale ja toitumissuhetele

1.5.1. Mõju zooplanktoni dünaamikale ja toitumisele

Temperatuur ja sademete hulk on palju muutunud ja neid trende ennustatakse ka edasiseks. Need mõjutavad tingimusi veekogudes, näiteks toitainete koormust ja veesamba segunemist. Temperatuur kontrollib peaaegu kõiki bioloogilisi protsesse, mille kiirus tõuseb elutegevuseks optimaalsele temperatuurile lähenedes ja langeb järsult, kui temperatuur selle piiri ületab (de Senerpont Domis *et al.*, 2007).

Kliimasoojenemine võib viia tarbijate ja nende toiduobjektide omavahelise möödaajastuseni. Temperatuur mõjutab näiteks vesikirbulise *Daphnia* sp. ja vetikate arvukuse tippude sünkroonsust ja sellest tulenevalt ka selgevee faasi esinemist (de Senerpont Domis *et al.*, 2007). Samuti on leitud, et kliimasoojenemise tagajärjel tõuseb

järk-järgult veetemperatuur, mille tagajärjel langeb *Daphnia* sp. biomass, mis omakorda vähendab nende kontrolli fütoplanktoni arvukuse üle (Moss *et al.*, 2011).

Selline toitmissuhete mitteaastumine võib kaskaadmõjudena mõjutada tervet veekogu toiduvõrgustikku. Ühes laiaulatuslikus uurimuses (de Senerpont Domis *et al.*, 2007) analüüsiti kliimasoojenemise mõju *Daphnia*-vetikate toitumisseoste toimimisele analüüsiti 36 parasvöötme järves erinevate kevadiste *Daphnia* populatsioonide esinemise strateegiate alusel. Leiti, et kui kevadine *Daphnia* populatsioon areneb planktonisse väikesest hulgast puhkemunadest koorumise tulemusena, siis ekstreemsema kliimasoojenemise tingimustes (+6°C) võivad *Daphnia* ja vetikate vahelised toitumissuhted muutuda teineteist mittemõjutavaks ning antud tingimustes selgevee faasi fenoloogiliste sündmuste ahelas ei esine. Kui aga temperatuuritõus on väiksem (+3°C), siis *Daphnia* populatsioon on endiselt võimeline oma toiduressursi kontrollima. Teiste tsenaariumite alusel (kevadine *Daphnia* populatsioon areneb talvitunud isendite kooslusest või areneb suurest hulgast püsimumade koorumisest) leiti, et nii mõõduka kui ka ekstreemse soojenemise tulemusena (vastavalt +3°C ja +6°C), ei põhjusta kliimamuutus siiski häiringuid zooplanktoni ja vetikate toitumissuhetes, ning kevadine vetikate maksimum ning sellele järgnev *Daphnia* populatsiooni maksimum toimuvad tavapäraselt. Analüüsist järeldati veel, et kliimasoojenemisest tingitud troofiliste suhete mitteaastumine *Daphnia* ja vetikad vahel leiavad parasvöötmes tõenäolisemalt aset madalates järvedes, kus puudub *Daphnia* liikidel hüpolimnionisse varjumisvõimalus, mis vähendab isendite ületalvitumise ja aastaringiselt aktiivseks jäämise võimalust. Tõenäosus, et leiab aset troofiliste suhete mitteaastumine ja et selle mõju avaldub kogu toiduvõrgustiku ulatuses, võib väheneda kui liigid suudavad kohastuda geneetiliselt, populatsiooni tasemel (de Senerpont Domis *et al.*, 2007).

Erinevalt eelpool toodust leiti Aberle *et al.* (2012) uurimuses, kus keskenduti kõrgele temperatuurimõjule Läänemeres seoses mikrozooplanktoni (ripsloomad ja heterotroofsed dinoflagellaadid) kooslustega, et kliimasoojenemine tingib hoopis troofilise seose tugevnemise algloomade ja nende potentsiaalse toidu vahel. Eksperimendi tulemusena ilmnis, et soojemates tingimustes (+6°C) vähenes ajaline vahe fütoplanktoni ja mikrozooplanktoni biomasside maksimumide vahel ning protozooplanktoni biomassi haripunkt esines peaaegu sünkroonselt fütoplanktoni biomassi omaga. Lisaks täheldati kõrgema temperatuuri juures kiiremat liikide vahetust

koosluses, suuremat kasvukiirust ning lühemat perioodi mikrozooplanktoni esinemisel. Seetõttu võivad mikrozooplanktoni kooslused kliimasoojenemisel sattuda eelisseisu.

Kliimamuutuse taustal on zooplanktonis oodata muutusi elutsükli aegades ja strateegiates, kiirenenud liikide vahetumisi koosluse ülesehituses, rohkem põlvkondi aasta kohta ning populatsioonide ebastabiilsust. Zooplanktoni biomass ja toitumissurve fütoplanktonile näitab parasvöötme järvedes kahe maksimumiga trendi, kus kõrge toitumissurve vetikatele asub oligo-mesotroofsetes järvedes kevad- ja sügishooajal, muutudes hüpertroofse järve puhul üheks madala toitumissurvega annuaalseks tipp-punktiks. See viitab sellele, et järve troofsuse tõustes liigub plankterite biomassi trend bimodaalsest (kahe tipuga) unimodaalse (ühe tipuga) suunas (de Senerpont Domis *et al.*, 2013). See ilmneb ka täiendatud empiirilises mudelis PEG (*Plankton Ecology Group*, Sommer *et al.*, 2012) (Lisa 1).

1.5.2. Mõju fütoplanktoni dünaamikale ja zooplanktoni toitumissurvele

Enamikus parasvöötme järvedes toob talve lõpp kaasa külluslikud toitaine- ja valgustingimused, mis kutsuvad esile väikeste ja keskmise suurusega vetikate, näiteks väikeste räni- ja neelvetikate kevadõitsemise. Madalates järvedes asenduvad need peatselt suuremate ränivetikatega ning suvel rohe- ja/või sinivetikatega. Eutroofsetes parasvöötme madalates järvedes tõstavad kõrgemad temperatuurid talvel ja kevadel sisemist fosforikoormust, mis omakorda tugevdab vee soojenemisest stimuleeritud fütoplanktoni maksimumi kevadel ja sügisel (de Senerpont Domis *et al.*, 2013).

Kõrgenenud temperatuurid võivad põhjustada kevadhooaja maksimaalsete zoo- ja fütoplanktoni biomasside vahel ajalist mittesobivust, mis viib nõrgema toitumissurve ni zooplanktonilt fütoplanktonile (Mooij *et al.*, 2007). Näiteks, kliima soojenemisega ilmnenu muatused Euroopas on näidanud nihkeid tavapärasel ränivetikate kevadõitsemise alguskuupäevades ja zooplanktoni diapausi lõppkuupäevades (Nõges & Nõges, 2011). Samas, kevadõitsengu-aegsest kõrgenenud temperatuurist tingitud varasem zooplankterite diapausi lõpp võib mõjutada fütoplanktoni kevadise kasvuhooaja magnituudi (tuleb madalam fütoplanktoni biomassi tipp), kuid ei pruugi iga kord viia füto- ja zooplankterite biomassi maksimumide ebareeglipärase ajastuseni (Sommer *et al.*, 2012). Ainult ekstreemsemad temperatuuriolud talvel/kevadel võivad viia zooplanktoni-fütoplanktoni kevadiste

kasvuhooaegade kõrvalekaldeni nende tavapärasest toimumisajast (Sommer *et al.*, 2012) Siiski nõustuvad paljud teadlased praeguseks sellega, et kliimasoojenemise tagajärjel on fütoplanktoni järk-järguline kevadõitsemise tavapärasest ettepoole nihkumine parasvöötme järvedes üpris tõenäoline (de Senerpont Domis *et al.*, 2013).

Selgevee faasi realiseerumisel mängivad temperatuuri ja herbivoorse zooplanktoni kõrval mõnikord rolli ka filamentsed rohevetikad, ehkki detailid on praegu veel ebaselged ning vajavad edasist uurimist. Oletatakse, et filamentsed rohevetikad soodustavad selgevee faasi tekkimist spetsiaalsete kemikaalide (allelokemikaalide) eritamise kaudu ja et see on mõjutatud veetemperatuurist. Vastavad mikrokosmikatsed näitasid, et filamentsed rohevetikad surusid toitainete kättesaadavusel oluliselt alla loodusliku fütoplanktoni kasvu, vaatamata viimase biomassi suurusele enne nende introductseerimist. Filamentsete rohevetikate negatiivne mõju looduslikule fütoplanktonile kasvas koos temperatuuriga. Järeldati, et filamentsel rohevetikatel võib olla tähtis osa soojenevas kliimas parasvöötme madalate järvede vee läbipaistvuse alal hoidmises (Trochine *et al.*, 2011).

Järeldatakse, et kliimamuutus soodustab sinivetikate domineerimist fütoplanktoni kooslustes ning tõstab järvede primaarprodutsentide, eriti fütoplanktoni kandevõimet, imiteerides ja tugevdades nii eutrofeerumisprotsesse (Mooij *et al.*, 2005). Fütoplanktoni biomassi tõusmisel võime oodata produktsiooni ülekaalu liikumist veeökosüsteemide bentilisest ja litoraali piirkonnast pelaagilisse, mis juba tegelikult on nimetatud eutrofeerumisprotsessi tulemuseks (Jeppesen *et al.*, 2014).

1.5.2.1. Toksiliste vetikate mõju zooplanktoni kooslustele ja toitumisele muutuvast kliimas

Viimase aja fütoplanktoni näitajatest ilmneb, et parasvöötme järvedes on kasvanud fütoplanktoni biomass, kuid üldiselt avaldub nendes veekogudes suurenenud risk kanda potentsiaalselt mürgiste sinivetikate sesoonset massilist vohamist (Jeppesen *et al.*, 2014). Pikem termilise kihistatuse periood kliimasoojenemisel võimaldab sinivetikate ja dinoflagellaatide domineerimisperioodil kauem kesta (de Senerpont Domis *et al.*, 2013). Üks sinivetikate omadus, mis kindlustab neile stabiilsemas veesambas domineerimise, on ujuvus – nad suudavad veepinna ligidale tõusta isegi läbi mõningase turbulentsi (Paerl & Huisman, 2008; de Senerpont Domis *et al.*, 2013). Kliimasoojenemine edendab

tsüanobakterite ehk sinivetikate domineerimist järvede ökosüsteemides ja see kulmineerub tihti zoo- ja fütoplanktoni troofsussuhete eraldumisega, milles on oma osa tsüanobakterite omadusel olla zooplanktoni jaoks suhteliselt väheväärtuslik toit (Mooij *et al.*, 2007). Sinivetikad ja teised suuremad fütoplankterid langevad herbivoorse zooplanktoni saagiks vähetõenäoliselt, eriti veel kliimasoojenemisel, sest see on paljudes järvedes kaasa aidanud zooplankterite kehasuuruse vähenemisele. Zooplankterite kehasuurust mõjutavad sinivetikad kaudselt, kuna eritavad filtreerivatele zooplankteritele mürgiseid toksine ja võivad filteraparaate füüsiliselt ummistada (Jeppesen *et al.*, 2014).

Globaalsete muutuste taustal, kahtlevad sinivetikate domineerimise üle veeökosüsteemides vähesed teadlased. Tõusvas toitainete kontsentratsioonis ja temperatuuris lasub zooplanktonil tugev selektsioonisurve, et sinivetikate rohkusega veekeskkonnas toime tulla. Zooplankterite lühike elutsükkel vihib sellele, et intensiivistunud õitsengud sunnivad zooplanktonit läbima kiire evolutsiooni, mille tulemuseks on muutunud füsioloogilised ja käitumuslikud omadused, et saavutada tolerantne sinivetikate rohkusele. Järeldatakse, et kasvav õitsengute tihedus, kestvus ja intensiivsus viib kokkuvõttes zooplanktonis läbi selektsiooni, mis eelistab sinivetikatega samal ajal koos eksisteerimiseks rohkem kohastunud taksonid (Ger *et al.*, 2014).

Magaveekogude eutrofeerumise klassikaliseks tunnusemärgiks on tsüanobakterite nagu *Microcystis*, *Cylindrospermopsis*, *Anabaena*, *Planktothrix*, *Aphanizomenon* ja *Nodularia* õitsemine. Need taksonid domineerivad fütoplanktoni koosluses ja põhjustavad häireid toiduahelate funktsioneerimises, sest nad on kõrgearvulised, mürgised ja herbivooridele halva kvaliteediga toit. Võrreldes ülejäänud fütoplanktoniga, evivad sinivetikad kolme peamist zooplanktoni kasvu piiravat omadust. Üheks neist on mürgised ainevahetuse saadused, mis hõlmavad maksa- või närvimürke ning mitmeid teisi vähetuntud aineid, mis on zooplankteritele nende allaneelamisel kahjulikud või surmavad. Järgmiseks, tsüanobakterite ebaküllaldlane steroolide ja polüküllastamata rasvhapete sisaldus (need ained on loomadele tähtsad rakufunktsioonide reguleerijad) vähendab zooplankterite vastupidavust – sinivetikad on neile madala kvaliteediga toiduks. Viimase omadusena võib välja tuua sinivetikate koloniaalsust – kolooniad raskendavad vetikarakkudest toitumist, ning niitjate vetikate koloonia puhul ummistavad filamendid filtreerivate zooplankterite filteraparaate. Kõik mainitud

omadused teevad tsüanobakteritest söömiskõlbmatu või toitumiseks madala kvaliteediga organismid, mis kaitsevad tõhusalt neid ärasöömise eest (Ger *et al.*, 2014).

1.5.3. Parasiitide mõju zoo- ja fütoplanktoni dünaamikale muutuvast kliimas

Kliimasoojenemise kontekstis on viimasel ajal hakatud füto- ja zooplanktoni patogeenidele rohkem tähelepanu pöörama (Sommer *et al.*, 2012). Parasitismi peetakse looduslikes populatsioonides kõikjalesinevaks ja neil on tähtis roll peremeesorganismi elutsükli ja populatsiooni dünaamika kujundamisel (Decaestecker *et al.*, 2005). Parasiidid on võimelised reguleerima nende mõju alla jäänud populatsioone, sest nad on spetsialiseerunud teatud peremeestüübile, nad vähendavad peremeesisendite viljakust ja neil on lihtsam nakatada palju isendeid kui peremeespopulatsioonis on isendite tihedus kõrge (Sommer *et al.*, 2012).

Parasvöötme järvedes võib parasiitsetel seentel, näiteks viburseentel (hõimkond *Chytridiomycota*), olla planktonikoosluse sesoonsetel vahetumistel oluline roll. Paljud viburseened on järvedes arvukad hilistalvel ja varakevadel ning nende arvukus võib tõusta piisavalt kõrgeks, et reguleerida või isegi hävitada planktonipopulatsioonide arvukuse maksimume. Tõusev temperatuur kiirendab parasiitide elutsükli, kuid tõstab ka nende suremust peremeesisendite kõrgema suremuse tõttu (de Senerpont Domis *et al.*, 2013).

Näiteks ränivetika *Asterionella formosa* ja viburseene *Zygorhizidium planktonicum* vahelises suhtes põhjustab soojenev temperatuur pidevat ränivetikate nakatumist, mis takistab nende õitsemise teket (Ibelings *et al.*, 2011). Külmade talvede järgselt leiab Hollandi järves Maarsseveen aset varakevadine *Asterionella* õitseng, kus peatselt tekib ulatuslik haiguspuhang, mida põhjustavad viburseente zoozoorid. Pehme talvede puhul epideemilist haiguspuhangut ei teki. Varem läbi viidud katsed on näidanud, et peremeesorganismide nakatumise tõenäosus on antud parasiitide poolt madal siis kui veetemperatuur on väiksem kui 3°C, mis jätab *Asterionella* isenditele haigusevabaks kasvuks väikese võimaluse. Kliimasoojenemine on aga selles järves lühendanud perioodi, mil veetemperatuur jääb alla <3°C, mille tulemusena on *Asterionella* kooslus on pidevalt mõjutatud viburseente poolt. Kuid antud ränivetikate väheulatuslikumgi nakatumine ja sellega kaasnev mõningane langus populatsiooni

arvukuses võib esile kutsuda ränivetikakoosluses domineeriva liigi välja vahetumise. Pikem kasvuperiood ja kõrgemad temperatuurid võivad aasta kohta tõsta parasiitide põlvkondade ja epideemiade arvu (Ibelings *et al.*, 2011). Mõned seenparasiidid on spetsialiseerunud ka zooplankterite jaoks halva söödavusega vetikatele (Sommer *et al.*, 2012).

Üks mõjudest, mis avaldub parasiitidel zooplanktoni kooslusele, seisneb selles, et nad võivad põhjustada muutusi domineerivates taksonites. Paljude mikroparasiitide peremeesorganismiks on *Daphnia*, nende hulka kuuluvad bakterid, seened ja mikrospoorid ning epibiondid. Mikrospoorid nakatavad *Daphnia* verd, rasvkudet ja seedekulglä seinu ning epibiondid kinnituvad plankterite väliskestale (Sommer *et al.*, 2012).

Decaestecker *et al.* (2005) uurimistööst parasitismi mõjude kohta *Daphnia magna* isenditele ja populatsioonile kahe aasta vältel näitas, et sellel liigil nügib paljuliigiline parasiidikooslus, mis kätkes endas kaheksat endoparasiitset liiki ja kuut epibionti ning et endoparasiitidel on oluline kahjulik mõju uuritud peremeeskooslustele. *Daphnia* puhul langevad parasiitide ohvriks eelkõige suurema kehasuurusega liigid, sest neil on kõrgem filtreerimiskiirus. Isendite vanuse kasvamisel koguneb neisse rohkem parasiitsetid sporeid ning nakatunud isendid, millisel on tumedamalt värvunud, on neid küttivatele kaladele lihtsamini märgatav saak. Selle alusel võib väita, et kalade toitumine piirab *Daphnia* populatsioonides parasiitide arvukust (Decaestecker *et al.*, 2005). Praegune informatsioon parasiitide ja planktoni vahelistest suhetest on veel napp ning jätab vastuseta paljud konkreetset küsimused, mis soojeneva kliima tingimustes võivad esile kerkida (Sommer *et al.*, 2012).

1.5.4. Toiduahela *top-down* mõju zooplanktonile

Röövtoidulisusel on mageveekogude zooplanktonikoosluste kujundamisel tähtis roll. Planktontoidulised kalad eelistavad toiduks suuri ja hästimärgatavaid zooplanktereid, mille tulemusel pääsevad suure toitumissurve tingimustes domineerima väiksemad isendid. Planktivoorsete kalade toitumismõju toiduahelas suunal ülevalt alla (*top-down* kontroll) võib olla kõrge ning see muutub troofsuse gradiendis (Sørensen *et al.*, 2011).

Zoo- ja fütoplanktoni biomasside kahetipuline trend liigub järve troofsuse tõustes ühetipulise trendi suunas. Seda seostatakse kalade planktivoorse survega, nimelt leiab oligo-mesotroofsetes järvedes suviti aset intensiivne toitumine zooplankteritest üheaastaste kalade poolt ja hüpertroofsetes järvedes aastaringne zooplankterite söömine igas suuruses kalade poolt (de Senerpont Domis *et al.*, 2013).

Lõunapoolsemate järvede kalakooslustes kasvab segatoiduliste kalade arvukus ja röövkalasid on vähem (Moss *et al.*, 2011). Omnivoorsete kalade hulka kuuluvad kiirelt paljunevad kalad, mis võivad tugevalt alandada herbivoorse zooplanktoni arvukust ja selle kaudu mõjutada fütoplanktoni biomassi (Moss *et al.*, 2011). Soojenevas kliimas sagenev kalade omni- ja herbivoorne toitumisviis (Jeppesen *et al.*, 2010) viitab suuremale toiduahelas ülalt-alla kontrollile kaladelt planktonini.

Suur toitumissurve zooplanktonilt võib järsult alandada fütoplanktoni biomassi ja selle kaudu luua selgevee faasi, kuid viimane sõltub kalade toitumisest – näiteks selgevee faas ei leia aset kõrge kalade toitumissurvega madalates hüpertroofsetes järvedes. Röövtoiduliste organismide kaskaadmõju sesoonsel planktonidünaamikale on tugevam soojemas kliimas (de Senerpont Domis *et al.*, 2013).

SFTS (*space-for-time substitution*, Banet & Trexler, 2013) uurimismetoodikat kasutavate uurimuste kohaselt omavad muutused kalade liigilises koosseisus ja toitumisviisis olulist kaskaadmõju järvede ökosüsteemidele, mis tõstab toitumissurvet zooplanktonile ja põhjustab vetikate biomassi ja klorofüllil hulga tõusu fosforiühiku kohta. Sama uurimismetoodikaga leiti, et järvede temperatuurigradiendis langes märgatavalt kalade suurus koos zooplanktoni keskmise kehasuurusega paljudes Türgi madalates järvedes näidates, et kliimasoojenemine põhjustab muutusi kalade suuruslikus struktuuris ja et selle mõju võib järvede toiduvõrgustikule avalduda kaskaadselt (Jeppesen *et al.*, 2014).

2. Arutelu

Veekogude olusid kaudselt ja otseselt mõjutavad füüsikalised tingimused nagu näiteks temperatuur, valgus, sademete hulk, toitainete koormus ja veesamba kihistus on omavahelistes keerukates sõltuvussuhetes, mille tagajärjed ei avaldu üksnes zoo- ja fütoplanktoni sesoonses dünaamikas, vaid veeökosüsteemide toiduvõrgustikus tervikuna.

Kliimasoojenemise tulemusena potentsiaalset asetleidev koosluste ja kogu veeökosüsteemi toiduahela ümberstruktureerimine on üks enamkardetud kliimasoojenemise tagajärgi, mis võib viia häireteni veekogude tasakaalus, mille üheks tõsisemaks ilminguks on vetikate, sh eriti toksiliste vetikate õitsengute sagenemine ja intensiivistumine (Paerl & Huisman, 2008; Paerl & Paul, 2012; de Senerpont Domis *et al.*, 2013). Potentsiaalseid kliimasoojenemise tagajärgi zoo- ja fütoplanktoni suhetele peaks käsitlema komplekselt, võttes arvesse kogu toiduahela funktsioneerimist, toitainete koormuseid ja muid olulisemaid füüsikalisi, keemilisi ja bioloogilisi tingimusi. Need mõjutavad toiduahela regulatsiooni alt-üles kui ka soojenevast kliimast tingitud mõjutusi toiduahela ülemistele tasemetele, mis omakorda mõjutavad ülalt-alla zooplanktoni koosluste kujunemist ning selle võimet kontrollida fütoplanktoni arengut.

Üks olulisem probleem seoses globaalse soojenemisega avaldub zoo- ja fütoplanktoni arvukuse tippude kevadises ajastumises – need ei lange paljudes järvedes ajaliselt kokku, mille tagajärjel võib zooplanktoni toitumisest põhjustatud selgevee faas antud gruppide fenoloogiliste sündmuste ahelas ära jääda, kuna fütoplanktoni biomassi pole zooplanktoni poolt piisavalt piiratud (de Senerpont Domis, 2007), mis halvendab veekogude vee kvaliteeti.

Kliimasoojenemise mõjul pikenenud termiline kihistus ning sellega kaasnev sinivetikaõitsengute pikaajalisem kestmine (de Senerpont Domis *et al.* 2007) on kindlustamas sinivetikate domineerimist veeökosüsteemides (Mooij *et al.*, 2007). Kuna tsüanobakterid ei ole zooplankteritele eelistatud toiduobjektid, olles selle jaoks toiteväärtuse poolest liiga madala kvaliteediga ja suuruse poolest liiga raskesti söödavad (Mooij *et al.*, 2007), panustab ka zooplankton kliimasoojenemise kõrval nende domineerimisse. Võiks arvata et sinivetikad on fütoplanktonist ühed parimad keskkonnatingimustega kohastuvad planktonorganismid, sest neil on palju

kaitsemehhanisme röövtoidulise zooplanktoni söömise vastu, lisaks nad suudavad toime tulla ka toitaine limiteerituses (näiteks õhulämmastiku fikseerimine vee pinnakihis). Zooplanktoni kehasuurust mõjutavad sinivetikad kaudselt läbi toksiinide eritamise ja filteraparaatide ummistamise (Jeppesen *et al.*, 2014). Soojenevast kliimast tingitud sinivetikate ülekaalukus veekogudes võib sundida zooplanktonit nendega kiire evolutsiooni teel kohastuma (Ger *et al.*, 2014).

Senised uuringud on näidanud, et parasiitidel on oluline roll fütoplanktoni ja zooplanktoni populatsioonide reguleerimisel (Decaestecker *et al.*, 2005; Ibelings *et al.*, 2011), mis omakorda võib mõjutada ka nendevahelisi toitumissuhteid. Kui parasiitidest on enam mõjutatud suured vesikirbulistest filtraatorid (Decaestecker *et al.*, 2005), siis võib see vähendada zooplanktoni võimet kontrollida fütoplanktoni kasvu. Parasiitidest nakatunud populatsioon on ka kergem saak planktonitoiduliste kaladele (Decaestecker *et al.*, 2005), mis omakorda vähendab filtraatorite arvukust planktonis. Seega võib kliimasoojenemisel prognoositud patogeenide puhangute sagenemine ning inensiivistumine mitmeti mõjutada toiduahela toimimist. Edasised uuringud selles valdkonnas on kindlasti vajalikud.

Soojenevas kliimas sagenev kalade omni- ja herbivoorne toitumisviis (Jeppesen *et al.*, 2010) viitab suurenevale toiduahelas ülalt-alla kontrollile kaladelt planktonini. Kuna zooplanktonist toituvad oligo-mesotroofsetes järvedes üheaastased kalad suviti ja hüpertroofsetes kõik kalad kogu aasta piires (de Senerpont Domis *et al.*, 2013), võiks järeldada, et mida kõrgem on järve troofsus, seda kõrgem on kalade toitumissurve zooplanktonile. Suuremate kehamõõtmega zooplankterid langevad kalade toiduks eelisjärjekorras (Sørensen *et al.*, 2011), seega suurem *top-down* kontroll avaldub suurtele zooplankteritele, mille lihtsustatud tagajärjeks on fütoplanktoni biomassi tõus (Moss *et al.*, 2011).

Kokkuvõte

Antud töö eesmärgiks oli kirjanduse abil selgitada veekogude soojenemisest tingitud potentsiaalseid mõjusid zoo- ja fütoplanktoni dünaamikale ning nendevahelisele toitumissuhetele. Kontrolliti hüpoteesi, mille kohaselt nõrgeneb kliimasoojenemise käigus zooplanktoni võime kontrollida fütoplanktoni arengut sesoonse dünaamika muutuste kaudu.

Kliimauuringute tulemuste põhjal on ennustatud temperatuuri tõusu globaalsel tasandil. Kirjanduse analüüsi tulemusena võib välja tuua järgmised põhilised nähtused ja seosed, mis tõenäoliselt leiavad aset soojeneva kliima tulemusena zoo- ja fütoplanktoni dünaamikas ning toitumissuhetes:

- Kõrgenenud veetemperatuuri tingimustes leiavad fütoplanktoni kevadised biomasside maksimumid aset varem ja zooplanktoni kevadised biomasside haripunktid hiljem, tuues kaasa zoo- ja fütoplanktoni biomasside mitteajastumise ning toitumisseoste nõrgenemise, mille tulemusel võib selgevee faas planktoni fenoloogiliste sündmuste reas ära jääda;
- Temperatuuritõus mõjutab soojalembeste sinivetikate arengut, tuues kaasa järkjärgulise sinivetikate osakaalu suurenemise fütoplanktoni kooslustes ning sellega suureneb ka risk potentsiaalselt mürgiste sinivetikate sesoonseks massiliseks vohamiseks, mis põhjustavad häireid toiduahelate funktsioneerimises;
- Kõrgemal temperatuuril intensiivistub füto- ja zooplanktoni parasiitide elutegevus, millel on koosluste arvukusi piirav ning liikide vahetumist esilekutsuv mõju;
- Muutused toiduahela ülemistel astmetel avalduvad kaskaadmõjudena planktonikoosluste tasemetel – omnivoorsete kalade osakaalu suurenemine ning omnivoorse toitumisviisi prevaleerimine põhjustab zooplanktoni kooslustes väiksema kehasuurusega liikide domineerimist. Suuremate herbivoorsete zooplankterite osakaalu vähenemine mõjutab juba otseselt zooplanktoni võimet fütoplanktoni kasvu kontrollida.

Eelnevast järeldub, et tulenevalt kliimasoojenemisest tingitud muutustest zooplanktoni koosseisus ja dünaamikas, kontrollib zooplankton fütoplanktonit tõenäoliselt vähem ja see kinnitab eelpool püstitatud hüpoteesi.

Summary

Effect of warmer climate on relationships between zoo- and phytoplankton in temperate lakes

Using various sources of literature, a review was put together concerning the effects of warming climate on zoo- and phytoplankton interaction in temperate lakes. Main objective was to confirm the hypothesis stating that warming climate causes a decrease in zooplankton grazing control on phytoplankton development in temperate lakes.

According to many research publications, global air and water temperatures are in the process of ascension. Global warming and its coeffects play an important role in shaping the physical, chemical and biological characteristics of lakes, which can promote eutrophication. One of the consequences of eutrophication is a rise in phytoplankton production and biomass. This in turn can develop into seasonal, sometimes toxic, blooms of phytoplankton, such as diatoms and cyanobacteria. Extended periods of algal proliferation caused by warming climate can damage water quality, reduce biodiversity, diminish fisheries and clean water reserves.

Generally, zooplankton has an essential part in limiting phytoplankton biomass. As a result of warming climate, the potential restructuring of lacustrine food webs and perhaps those of all aquatic ecosystems is the most feared outcome of global warming. Many publications seem to point out that in many temperate lakes, global warming is likely to cause a temporal mismatch in seasonal dynamics of phyto- and zooplankton. The most important changes in plankton dynamics coincide with spring, where decisive conditions are being set. Phytoplankton vernal biomass maxima have shown an earlier occurrence compared to those of the zooplankton. Normally, a synchronous development of spring biomass peaks of these plankton groups would occur at the same time if zooplankton were to achieve efficient grazing control over phytoplankton biomass. Beside alterations in seasonal timing of zoo- and phytoplankton communities, the changes in algal community compositions towards dominance of less edible forms like filamentous and colonial cyanobacteria, and the increased top-down control over zooplankton by planktivorous fish favouring the smaller species will further affect the zooplankton and phytoplankton trophic relationships in a warmer climate. Together

with the increased risk of more intense and toxic cyanobacterial blooms and longer exposure to parasites due to increased water temperature this will likely select for better adapted zooplankton in a future climate change. Increasing water temperature will therefore severely affect the zooplankton and phytoplankton relationships in a warmer climate.

In the light of the literature analysed the proposed alterations in the grazer community dynamics and structure, either caused directly by rised water temperature or indirectly via food web interations, will likely result in weaker control over phytoplankton development in temperate lakes in a warmer climate. Since many publications seemed to be in accordance with this, and there seemed to be no discrepancies in sources studied on that particular aspect, the hypothesis was eventually considered as valid.

Kasutatud kirjandus

- Aberle, N., Bauer, B., Lewandowska, A., Gaedke, U., Sommer, U. 2012. Warming induces shifts in microzooplankton phenology and reduces time-lags between phytoplankton and protozoan production. *Marine Biology*. 159. (11). 2441-2453.
- Agasild, H., Zingel, P., Tõnno, I., Haberman, J., Nõges, T. 2007. Contribution of different zooplankton groups in grazing on phytoplankton in shallow eutrophic Lake Võrtsjärv (Estonia). *Hydrobiologia*. 584. 167-177.
- Banet, A.I., Trexler, J.C. 2013. Space-for-Time Substitution Works in Everglades Ecological Forecasting Models. *Plos One*. 8. 11. 1-10.
- Berger, S.A., Diehl, S., Stibor, H., Trommer, G., Ruhlenstroth, M. 2010. Water temperature and stratification depth independently shift cardinal events during plankton spring succession. *Global Change Biology*. 16. 1954-1965.
- Decaestecker, E., Declerck, S., De Meester, L., Ebert, D. 2005. Ecological implications of parasites in natural *Daphnia* populations. *Oecologia*. 144. 382-390.
- De Senerpont Domis, L.N., Mooij, W.M., Hülsmann, S., van Nes, E.H., Scheffer, M. 2007. Can overwintering versus diapausing strategy in *Daphnia* determine match–mismatch events in zooplankton–algae interactions? *Oecologia*. 150. 682-698.
- De Senerpont Domis, L.N., Elser, J.J., Gsell, A.S., Huszar, V.L.M., Ibelings, B.W., Jeppesen, E., Kosten, S., Mooij, W.M., Roland, F., Sommer, U., van Donk, E., Winder, M., Lürling, M. 2013. Plankton dynamics under climatic conditions in space and time. *Freshwater Biology*. 58. 463-482.
- Ger, K.A., Hansson, L.A., Lürling, M. 2014. Understanding cyanobacteria-zooplankton interactions in a more eutrophic world. *Freshwater Biology*. 1-16.
- Haberman, J., Virro, T. 2003. Zooplankton. Haberman, J., Pihu, E., Raukas, A. (Toim.). Võrtsjärv. Tallinn. Eesti Entsüklopeediakirjastus. 279-299.
- Hsieh, C.H., Sakai, Y., Ban, S., Ishikawa, K., Ishikawa, T., Ichise, S., Yamamura, N., Kumagai, M. 2011. Eutrophication and warming effects on long-term variation of zooplankton in Lake Biwa. *Biogeosciences*. 8. 1383-1399.
- Ibelings, B.W., Gsell, A.S., Mooij, W.M., Van Donk, E., Van Den Wyngaert, S., De Senerpont Domis, L.N. 2011. Chytrid infections and diatom spring blooms: paradoxical effects of climate warming on fungal epidemics in lakes. *Freshwater Biology*. 754-766.

Jeppesen, E., Meerhoff, M., Holmgren, K., González-Bergonzoni, I., Teixeira-de Mello, F., Declerck, S.A.J., De Meester, L., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., Bjerring, R., Conde-Porcuna, J.M., Mazzeo, N., Iglesias, C., Reizenstein, M., Malmquist, H.J., Liu, Z., Balayla, D., Lazzaro, X. 2010. Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia*. 646. 73-90.

Jeppesen, E., Meerhoff, M., Davidson, T.A., Trolle, D., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., Beklioglu, M., Brucet, S., Volta, P., González-Bergonzoni, I., Nielsen, A. 2014. Climate change impacts on lakes: an integrated ecological perspective based on a multi-faceted approach, with special focus on shallow lakes. *Journal of Limnology*. 73. (1). 88-111.

Klauschies, T., Bauer, B., Aberle-Malzahn, N., Sommer, U., Gaedke, U. 2012. Climate change effects on phytoplankton depend on cell size and food web structure. *Marine Biology*. 159. 2455-2478.

Lampert, W., Fleckner, H., Rai, H., Taylor, B.E. 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase. *Limnology and Oceanography*. 31. 478-490.

Lampert, W. 1988. The relationship between zooplankton biomass and grazing: a review. *Limnologica*. 19. 11-20.

Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams. 1997. Lampert, W., Sommer, U. (Ed.). *Oxford University Press Inc*. 382.

Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams. 2007. Lampert, W., Sommer, U. (Ed.). *Oxford University Press Inc*. 324.

Limnology. Lake and River Ecosystems. 2000. Wetzel, R. G., (Ed.). *Academic Press*. 1006.

Livingstone, D.M., Adrian, R. 2009. Modeling the duration of intermittent ice cover on a lake for climate-change studies. *Limnology and Oceanography*. 54. (5). 1709-1722.

Mooij, W.M., Hülsmann, S., De Senerpont Domis, L.N., Nolet, B.A., Bodelier, P.L.E., Boers, P.C.M., Pires, L.M.D., Gons, H.J., Ibelings, B.W., Noordhuis, R., Portielje, R., Wolfstein, K., Lammens, E.H.R.R. 2005. The impact of climate change on lakes in the Netherlands: a review. *Aquatic Ecology*. 39. 381-400.

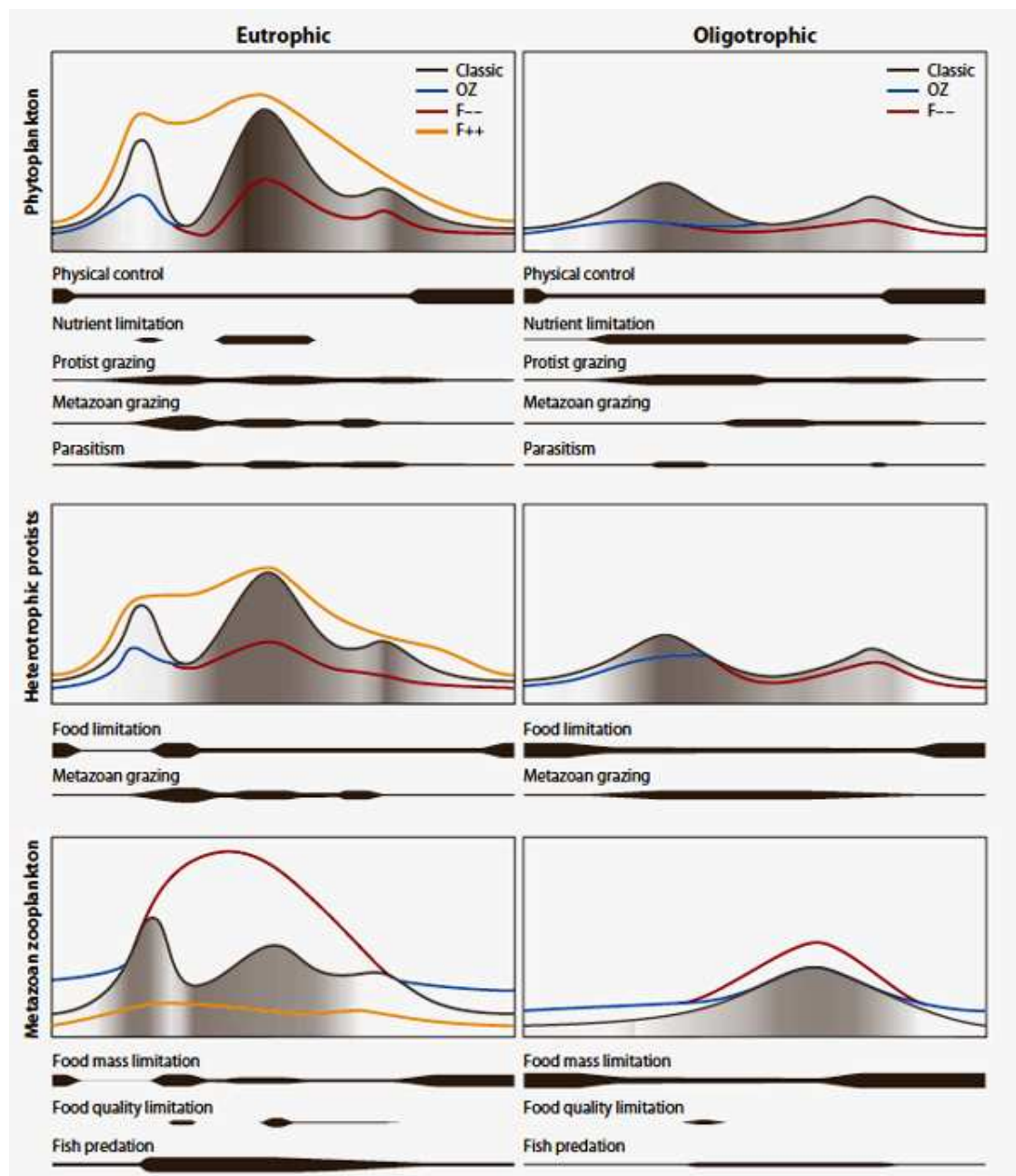
Mooij, W.M., Janse, J.H., De Senerpont Domis, L.N., Hülsman, S., Ibelings, B.W. 2007. Predicting the effect of climate change on temperate shallow lakes with the ecosystem model PCLake. *Hydrobiologia*. 584. 443-454.

Mooij, W.M., Trolle, D., Jeppesen, E., Arhonditsis, G., Belolipetsky P.V., Chitamwebwa, D.B.R., Degermendzhy, A.G., DeAngelis, D.L., De Senerpont Domis, L.N., Downing, S.A., Elliott, J.A., Fragoso Jr, C.R., Gaedke, U., Genova, N.S., Gulati, D.R., Håkanson, L., Hamilton, P.D., Hipsey, M.R., 't Hoen, J., Hülsmann, S., Hans Los, F., Makler-Pick, V., Petzoldt, T., Prokopkin, I.G., Rinke, K., Schep, S.A.,

- Tominaga, K., Van Dam, A.A., Van Nes, E.H., Wells, S.A., Janse, J.H. 2010. Challenges and opportunities for integrating lake ecosystem modelling approaches. *Aquatic Ecology*. 44. 633-667.
- Moss, B., Kosten, S., Meerhoff, M., Battarbee, R.W., Jeppesen, E., Mazzeo, N., Havens, K., Lacerot, G., Liu, Z., De Meester, L., Paerl, H., Scheffer, M. Allied attack: climate change and eutrophication. 2011. *Inland Waters*. 1. (2). 101-105.
- Nõges, T., Haberman, J., Kangur, A., Kangur, K., Kangur, P., Künnap, H., Timm, H., Zingel, P., Nõges, P. 2003a. Võrtsjärve toiduahelad. Haberman, J., Pihu, E., Raukas, A. (Toim.). Võrtsjärv. Tallinn. Eesti Entsüklopeediakirjastus. 393-404.
- Nõges, P., Laugaste, R., Nõges, T. 2003b. Fütoplankton. Haberman, J., Pihu, E., Raukas, A. (Toim.). Võrtsjärv. Tallinn. Eesti Entsüklopeediakirjastus. 261-277.
- Nõges, P., Adrian, R., Anneville, O., Arvola, L., Blenckner, T., George, G., Jankowski, T., Järvinen, M., Maberly, S., Padisák, J., Straile, J., Teubner, K., Weyhenmeyer, G. 2010. The impact of variations in the climate on seasonal dynamics of phytoplankton. George, D.G. (Toim.). The impact of climate change on European lakes. *Aquatic Ecology Series*. 4. 253-273.
- Nõges, T., Nõges, P. 2011. Kuidas kliimamuutus mõjutab järvede elustikku ja aineringeid? Soomere, T., Nõges, T., Heip, H.L., Jakobson, S., Rebo, Ü., Variamove, G. (Toim.). Teadusmõte Eestis. Tallinn. 7. 25-37.
- Nõges, P., Jaagus, J., Järvet, A., Nõges, T., Laas, A. 2012. Kliimamuutuse mõju veeökosüsteemidele ning põhjaveele Eestis ja sellest tulenevad veeseireprogrammi võimalikud arengusuunad. Keskkonnaministeeriumiga sõlmitud lepingulise uurimuse aruanne. 1-249.
- Nõges, P., Nõges, T. 2013. Weak trends in ice phenology of Estonian large lakes despite significant warming trends. *Hydrobiologia*. 731. (1). 5-18.
- Paerl, H.W., Huisman, J. 2008. Blooms like it hot. *Science*. 320. 57-58.
- Paerl, H.W., Paul, V.J. Climate change: Links to global expansion of harmful cyanobacteria. 2012. *Water Research*. 46. 1349-1363.
- Peter, K.H., Sommer, U. 2012. Phytoplankton cell size: intra- and interspecific effects of warming and grazing. *Plos One*. 7. (11). 1-9.
- Pätynen, A., Elliott, J.A., Kiuru, P., Sarvala, J., Ventelä, A.M., Jones, R.I. 2014. Modelling the impact of higher temperature on the phytoplankton of a boreal lake. *Boreal Environment Research*. 19. 66-78.
- Quiblier-Llobéras, C., Bourdier, G., Amblard, C. 1996. A qualitative study of zooplankton grazing in an oligo-mesotrophic lake using phytoplanktonic pigments as organic markers. *Limnology and Oceanography*. 41. (8). 1767-1779.

- Richardson, A.J. 2008. In hot water: zooplankton and climate change. *ICES Journal of Marine Science*. 65. (3). 279–295.
- Sommer, U., Lewandowska, A. 2011. Climate change and the phytoplankton spring bloom: warming and overwintering zooplankton have similar effects on phytoplankton. *Global Change Biology*. 17. 154-162.
- Sommer, U., Adrian, R., De Senerport Domis, L., Elser, J.J., Lürling, M., Molinero, J.C., Mooij, W.M., van Donk, E., Winder, M. 2012. Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) Model: mechanisms driving plankton succession. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 43. 429-448.
- Sørensen, T., Mulderij, G., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., Liboriussen, L., Brucet, S., Jeppesen, E. 2011. Winter ecology of shallow lakes: strongest effect of fish on water clarity at high nutrient levels. *Hydrobiologia*. 664. 147-162.
- Sebastian, P., Stibor, H., Berger, S., Diehl, S. 2012. Effects of water temperature and mixed layer depth on zooplankton body size. *Marine Biology*. 159. (11). 2431-2440.
- Trochine, C., Guerrieri, M., Liboriussen, L., Meerhoff, M., Lauridsen, T.L., Søndergaard, M., Jeppesen, E. 2011. Filamentous green algae inhibit phytoplankton with enhanced effects when lakes get warmer. *Freshwater Biology*. 56. 541-553.
- Vincent, W.F. 2009. Effects of climate change on lakes. Likens, G.E. (Ed.). *Encyclopedia of Inland Waters*. Oxford. Elsevier. 3. 55-60.
- Winder, M., Berger, S.A., Lewandowska, A., Aberle, N., Lengfellner, K., Sommer, U., Diehl, S. 2012. Spring phenological responses of marine and freshwater plankton to changing temperature and light conditions. *Marine Biology*. 159. 2491-2501.
- Özen, A., Šorf, M., Trochine, C., Liboriussen, L., Beklioglu, M., Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., Johansson, L.S., Jeppesen, E. 2013. Long-term effects of warming and nutrients on microbes and other plankton in mesocosms. *Freshwater Biology*. 58. 483-493.
- Zingel, P. 2003. Planktilised ripsloomad. Haberman, J., Pihu, E., Raukas, A. (Toim.). *Võrtsjärv*. Tallinn. Eesti Entsüklopeediakirjastus. 301-310.

Lisa



Lisa 1. Fütoplanktoni, heterotroofsete protistide ja metazooplanktoni sesoonse dünaamika üldistus eutroofses ja oligotroofses järves. Hall trendijoon: klassikaline stsenaarium (talvitunud zooplanktoni tähtsus on madal, mõõdukas kalade toitumissurve). Sinine trendijoon: talvitunud zooplanktoni tähtsus on kõrge. Oranž trendijoon: kõrge kalade toitumissurve metazooplanktonile. Punane trendijoon: kõrge metazooplanktoni tihedus, kalad puuduvad. Varjud näitavad, kus fütoplanktonist, protistidest ja metazooplanktonist kõige rohkem toitutakse toiduahela kõrgemate liikmete poolt (mida tumedam, seda suurem on ohustatus). Horisontaalsed sirged näitavad hooaegadel erinevate planktonikooslust mõjutavate tegurite tähtsust - mida jämedam on koht sirgel, seda tähtsam on vastav tegur (Sommer *et al.*, 2012).

